

УДК 595.76(476)

М. А. Лукашеня

Учреждение образования «Барановичский государственный университет», Министерство образования Республики Беларусь, ул. Войкова, 21, 225404 Барановичи, Республика Беларусь, kelogast@mail.ru

**КСИЛОФИЛЬНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (INSECTA: COLEOPTERA)
КОНСОЦИИ ДУБА (*QUERCUS ROBUR* LINNAEUS, 1753)
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА»**

В статье приведены результаты эколого-фаунистических исследований комплекса ксилофильных жесткокрылых консорции дуба Национального парка «Беловежская пушча».

На территории белорусской части Беловежской пушчи древесину и подкороевое пространство дуба облигатно населяют 266 видов жесткокрылых, относящихся к 45 семействам. Еще 167 видов жуков связаны с данной породой факультативно.

На территории Беловежской пушчи выявлено 22 вида ксилофильных жесткокрылых из 14 семейств, развитие которых протекает под корой и в древесине исключительно дуба. Доминирующим по числу представителей является семейство Cerambycidae, включающее 45 видов.

В результате исследований установлено, что в ходе биологической деструкции дубового ствола происходит последовательная смена трех стадий разложения коры, а также четырех этапов деструкции древесины. Максимальным числом видов (98) представлена группа жесткокрылых, связанных с луканидной стадией разрушения древесины.

В ходе изучения пищевой специализации ксилофильные жесткокрылые Национального парка «Беловежская пушча» были отнесены к 10 трофическим группам. Анализ трофического преферендума ксилофильных жесткокрылых Национального парка «Беловежская пушча» показал, что наибольшим разнообразием отличается группа сапроксиломицетофагов, сапроксиломицетофагов и факультативных хищников, ксиломицетофагов, объединяющая 69 видов из 20 семейств.

Ключевые слова: ксилофильные жесткокрылые; дуб черешчатый; деструкция древесины; Беловежская пушча.

Рис. 2. Табл. 2. Библиогр.: 18 назв.

M. A. Lukashenia

Education Institution "Baranovichi State University", Ministry of Education of the Republic of Belarus, 21 Voykova St., 225404 Baranovichi, the Republic of Belarus, kelogast@mail.ru

**XYLOPHILOUS BEETLES (INSECTA: COLEOPTERA) OF OAK CONSORTIUM
(*QUERCUS ROBUR* LINNAEUS, 1753) OF BELOVEZHSKAYA PUSHCHA
NATIONAL PARK**

The paper contains study results of the fauna and ecology of oak xylophilous beetles consortium of Belovezhskaya Pushcha National Park.

In the territory of Belovezhskaya Pushcha National Park 266 species of beetles which belong to 45 families inhabit wood and underbark space of oaks obligatorily. One hundred and sixty-seven species of beetles are connected with such tree species.

Cerambycidae family, including 45 members, dominates in number of species. Elateridae beetles are represented less diverse — 26 species. In the territory of Belovezhskaya Pushcha National Park 22 species of beetles were identified as developing only under the bark and in the wood of oaks.

The main bark and wood destruction stages were singled out. The beetles complex concerned with the lucanidae stage of wood destruction is represented by the maximum number of species (98).

Xylophilous beetles of oak consortium are classified into 10 trophic groups. The group of saproxylomycetophages, saproxylomycetophages and facultative predators, xylomycetophages is characterized by the greatest number of species diversity and contains 69 species which belong to 20 families.

Key words: xylophilous beetles; European oak; fruiting bodies; wood destruction; Belovezhskaya Pushcha.

Fig. 2. Table 2. Ref.: 18 titles.

Введение. Дуб черешчатый (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) является одним из ключевых лесообразующих видов деревьев в лесах Беловежской пуши. Древостои с преобладанием данной породы на территории национального парка занимают 4 265 га, или 5,3 %, покрытой лесом площади. Это самые высоковозрастные леса Беларуси: средний возраст дубрав национального парка составляет 157 лет, максимальный — около 300. Возраст отдельных деревьев достигает 600 лет [1]. Подобные широколиственные леса относятся к категории наиболее ценных с точки зрения биологического разнообразия и вместе с тем уязвимых природных экосистем, сохранение которых является одним из приоритетных направлений деятельности особо охраняемых природных территорий.

Основой для разработки и реализации природоохранных мероприятий, базисом для организации биологического мониторинга дубрав, а также для оптимизации в их границах охранного режима являются эколого-фаунистические исследования систематических и экологических групп животных, способных выступать в роли индикаторов состояния данных экосистем. В качестве такой модельной группы могут выступать ксилофильные жесткокрылые — важнейший компонент лесной биоты, обеспечивающий ее устойчивое функционирование [2].

Материал и методы исследования. Основой для настоящей работы послужил материал, собранный в 2004—2017 годах на всей территории Национального парка «Беловежская пуша». Всего обработано более 5 500 экземпляров жесткокрылых. Для установления видового состава насекомых использовались стандартные методы сбора и идентификации видов: ручной сбор, просеивание различных субстратов с использованием почвенного сита, учет с помощью оконных ловушек.

При выборе мест сбора энтомологического материала предпочтение прежде всего отдавалось высоковозрастным, наименее нарушенным дубравам.

Таксономическая идентификация видов проводилась стандартными методами с использованием стереоскопических микроскопов МБС-10, Nikon SMZ745T, Nikon SMZ800. Коллекционные материалы хранятся в экологической лаборатории БарГУ.

Для анализа трофической структуры сообществ ксилофильных жесткокрылых нами использована классификация трофических групп насекомых, предложенная Н. Б. Никитским с соавторами с некоторыми модификациями [3—5]. Особенности пищевой специализации ксилофильных жесткокрылых Национального парка «Беловежская пуша» установлены на основе использования литературных источников [4; 6—12], а также собственных наблюдений.

Стадии биологического разрушения древесного ствола выделены на основе классификации, предложенной Б. В. Мамаевым [13].

При изучении связи ксилофильных жуков с дубом и другими видами деревьев использовался показатель степени относительной приуроченности F_{ij} [14].

Результаты исследования и их обсуждение. Сообщество ксилофильных жесткокрылых, приуроченных к дубу, включает 433 вида, относящихся к 52 семействам. При этом в качестве постоянных обитателей, облигатно населяющих древесину и кору данной породы, выступают 266 видов, принадлежащих к 45 семействам.

Доминирующим по числу видов (45) является семейство Cerambycidae. Менее разнообразно представлены жуки-щелкуны (Elateridae) — 26 видов. Семейства Staphylinidae, Histeridae, Tenebrionidae, Ptinidae и Curculionidae значительно беднее и включают по 16, 13, 13, 13 и 12 видов соответственно. Число видов в остальных семействах не превышает 9.

Комплекс ксилофильных жесткокрылых, связанных с дубом, выделяется среди подобных сообществ других лесообразующих пород наибольшим числом видов, развитие кото-

рых протекает под корой и в древесине исключительно данной породы. Только на дубе в Беловежской пуце отмечено 22 вида ксилофильных жесткокрылых из 14 семейств: *Arrhenopeplus tessera* Curtis, 1828 (сем. Staphylinidae), *Agrius angustulus* (Illiger, 1803), *A. biguttatus* Fabricius, 1777 (сем. Buprestidae), *Ectinus aterrimus* (Linnaeus, 1761), *Ampedus nigerrimus* (Lacordaire, 1835) (сем. Elateridae), *Anthrenus museorum* (Linnaeus, 1761) (сем. Dermestidae), *Dermestoides sanguinicollis* (Fabricius, 1787) (сем. Cleridae), *Cryptolestes duplicatus* (Waltl, 1839) (сем. Laemophloeidae), *Atomaria attila* Reitter, 1878 (сем. Cryptophagidae), *Rhizophagus puncticollis* (C. R. Sahlberg, 1837) (сем. Monotomidae), *Philothermus evanescens* Reitter, 1882 (сем. Cerylonidae), *Hypulus quercinus* (Quensel, 1790), *Phryganophilus ruficollis* (Fabricius, 1798) (сем. Melandryidae), *Pentaphyllus testaceus* (Hellwig, 1792), *Palorus subdepressus* Wollaston, 1864 (сем. Tenebrionidae), *Anaspis brunripes* (Mulsant, 1856), *A. frontalis* (Linnaeus, 1758) (сем. Scaptiidae), *Anisorus quercus* (Götz, 1783), *Xylotrechus antilope* (Schönherr, 1817), *Plagionotus detritus* (Linnaeus, 1758), *Mesosa curculionoides* (Linnaeus, 1761) (сем. Cerambycidae), *Acalles camelus* (Fabricius, 1792) (сем. Curculionidae).

Высокую степень относительной приуроченности к дубу (F_{ij} более 0,9) демонстрируют еще 74 вида ксилофильных жесткокрылых, относящихся к 25 семействам. Среди них: *Abraeus perpusillus* (Marsham, 1802), *Plegaderus caesus* (Herbst, 1791), *Acrilus minutus* (Herbst, 1791), (сем. Histeridae); *Phloeonomus punctipennis* Thomson, 1867 (сем. Staphylinidae); *Gnorimus nobilis* (Linnaeus, 1758), *Protaetia aeruginosa* (Drury, 1770), *Osmoderma coriarium* De Geer, 1774 (сем. Scarabaeidae); *Eucinetus haemorrhoidalis* (Germar, 1818) (сем. Eucinetidae); *Chrysobothris affinis* (Fabricius, 1794) (сем. Buprestidae); *Calambus bipustulatus* (Linnaeus, 1767) (сем. Elateridae); *Otho sphondyloides* (Germar, 1818), *Melasis buprestoides* (Linnaeus, 1761) (сем. Eucnemidae); *Aulonothroscus brevicollis* (Bonvouloir, 1859) (сем. Throscidae); *Elaeteroides dermestoides* (Linnaeus, 1761), *Lymexylon navale* (Linnaeus, 1758) (сем. Lymexylidae); *Megatoma undata* (Linnaeus, 1758) (сем. Dermestidae); *Ptinus rufipes* Olivier, 1790, *Ptilinus pectinicornis* (Linnaeus, 1758) (сем. Ptinidae); *Grynocharis oblonga* (Linnaeus, 1758) (сем. Trogossitidae); *Malachius aeneus* (Linnaeus, 1758) (сем. Malachiidae); *Rhizophagus fenestralis* Linnaeus, 1758 (сем. Monotomidae); *Pediacus depressus* Herbst, 1797 (сем. Cucujidae); *Cryptophagus labilis* Erichson, 1846 (сем. Cryptophagidae); *Diplocoelus fagi* Guerin Meneville, 1844 (сем. Biphylidae); *Vincenzellus ruficollis* Panzer, 1794 (сем. Salpingidae); *Prionychus ater* (Fabricius, 1775), *Mycetochara flavipes* (Fabricius, 1792) (сем. Tenebrionidae); *Anaspis thoracica* (Linnaeus, 1758) (сем. Scaptiidae); *Melandrya dubia* (Schaller, 1783) (сем. Melandryidae); *Anoplodera sexguttata* (Fabricius, 1775), *Callidium aeneum* (De Geer, 1775), *Oplosia cinerea* Mulsant, 1839, *Rhagium sycophanta* (Schrank, 1781) (сем. Cerambycidae); *Phytobaenus amabilis* R. F. Sahlberg, 1834 (сем. Aderidae); *Tropideres albirostris* (Herbst, 1784) (сем. Anthribidae); *Rhyncolus ater* (Linnaeus, 1758), *Trypodendron domesticum* (Linnaeus, 1758), *Anisandrus dispar* (Fabricius, 1792), *Scolytus intricatus* (Ratzeburg, 1837), *Dryocoetes villosus* (Fabricius, 1792) (сем. Curculionidae) и др.

В результате исследований был составлен список ксилофильных жесткокрылых консорции дуба Национального парка «Беловежская пуца», охраняемых в странах Европы [15]. В настоящее время данный перечень представлен 60 видами, принадлежащими к 16 семействам.

Особый интерес представляет обнаружение жуков, которые могут рассматриваться как потенциальные виды — индикаторы ненарушенных лесных экосистем: *Ceruchus chrysomelinus* Hochenwarth, 1785 (сем. Lucanidae), *Gnorimus nobilis* (Linnaeus, 1758) (сем. Scarabaeidae), *Pediacus dermestoides* (Fabricius, 1792), *P. depressus* (сем. Cucujidae), *Prostomis mandibularis* (Fabricius, 1801) (сем. Prostomidae) и др.

На состав и структуру комплекса ксилофильных жесткокрылых существенное влияние оказывает степень деструкции древесины и коры. Как показывают многочисленные исследования [16—18], с момента начала колонизации древесины или коры еще живого дерева и до его гибели и полного разложения состав комплекса ксилофильных жесткокрылых претерпевает существенное изменение.

Нами были изучены сукцессионные комплексы ксилофильных жесткокрылых на различных стадиях деструкции коры и древесины дуба черешчатого. Установлено, что в ходе биологической деструкции дубового ствола происходит последовательная смена трех стадий разложения коры, а также четырех этапов деструкции древесины (таблица 1).

Т а б л и ц а 1. — Сукцессионные комплексы ксилофильных жесткокрылых консорции дуба Национального парка «Беловежская пуца»

T a b l e 1. — Xylophilous beetles succession complexes of oak consortium of Belovezhskaya Pushcha National Park

Семейство	Число видов						
	Сколицидная стадия разрушения коры	Церамбицидная стадия разрушения коры	Пирохромидная стадия разрушения коры	Лимексилонидная стадия разрушения древесины	Церамбицидная стадия разрушения древесины	Луканидная стадия разрушения древесины	Лумбрицидная стадия разрушения древесины
Rhysodidae			1				
Carabidae		5	4				
Histeridae	3		5			5	
Scydmaenidae						1	
Silphidae						1	
Staphylinidae	8		6			2	
Lucanidae						3	
Scarabaeidae						9	
Eucinetidae			1				
Buprestidae	4						
Eucnemidae				3	1	3	
Throscidae						1	
Elateridae		1	4		1	11	9
Lycidae						4	
Dermeestidae			3			4	
Ptinidae		1			7	5	
Lymexylidae				3			
Trogossitidae	1	1	1				

Окончание таблицы 1

Семейство	Число видов						
	Сколитидная стадия разрушения коры	Церамбицидная стадия разрушения коры	Пирохромидная стадия разрушения коры	Лимексилонидная стадия разрушения древесины	Церамбицидная стадия разрушения древесины	Луканидная стадия разрушения древесины	Лумбрицидная стадия разрушения древесины
Cleridae	1				2		
Malachidae					2	1	
Dasytidae						3	
Nitidulidae	2						
Monotomidae	1	4					
Silvanidae		2	2				
Cucujidae			4				
Laemophloeidae		1					
Cryptophagidae			1			2	
Biphyllidae			1				
Bothrideridae		1					
Cerylonidae			6				
Mycetophagidae			1				
Melandyridae					2	3	
Mordellidae						5	
Zopheridae		1	1		2		
Tenebrionidae		1				13	
Prostomidae						1	
Oedemeridae						2	
Boridae			1				
Pyrochroidae			2				
Salpingidae			4				
Aderidae			1				
Scaptiidae						6	
Cerambycidae		11			29	7	
Anthribidae						3	
Curculionidae	3			6		3	
Всего видов	23	29	49	12	46	98	9
Всего семейств	8	11	19	3	8	24	1

Анализ изменения таксономической структуры сообществ ксилофильных жесткокрылых в зависимости от степени деструкции древесины показал, что максимальным числом видов (98) представлена группа жесткокрылых, связанных с луканидной стадией разрушения древесины (см. таблицу 1). Данный этап характеризуется высокой степенью деструкции мертвой древесины, значительной ее заселенностью ксилотрофными грибами из различных порядков, обилием органических остатков, включая мертвых насекомых и их экскременты. Все это создает разнообразные условия для обитания ксилофильных жесткокрылых с различной трофической специализацией. Типичными представителями данной стадии разрушения являются: *Abraeus granulum*, *Acritus minutus* (сем. Histeridae); *Neuraphes elongatulus* (Müller et Kunze, 1822) (сем. Scydmaenidae); *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758) (сем. Silphidae); *Acidota crenata* (Fabricius, 1792) (сем. Staphylinidae); *Ceruchus chrysomelinus* Hochenwarth, 1785 (сем. Lucanidae); *Gnorimus nobilis*, *Protaetia aeruginosa*, *Osmoderma coriarium* (сем. Scarabaeidae); *Microrhagus lepidus* Rosenhauer, 1847 (сем. Eucnemidae); *Aulonothroscus brevicollis* (сем. Throscidae); *Drapetes mordelloides* (Host, 1789), *Ampedus elegantulus* (Schönherr, 1817), *Cardiophorus ruficollis* (Linnaeus, 1758) (сем. Elateridae); *Dictyopectera aurora* (Herbst, 1784), *Lygistopterus sanguineus* (Linnaeus, 1758) (сем. Lycidae); *Attagenus pellio* (Linnaeus, 1758) (сем. Dermestidae); *Ptinus rufipes* (сем. Ptinidae); *Malachius aeneus* (сем. Malachiidae); *Aplocnemus impressus* (Marsham, 1802) (сем. Dasytidae); *Cryptophagus fuscicornis* Sturm, 1845 (сем. Cryptophagidae); *Dircaea australis* Fairmaire, 1856 (сем. Melandryidae); *Mordella brachyura* Mulsant, 1856, *Mordellistena variegata* (Fabricius, 1798) (сем. Mordellidae); *Uloma rufa* (Piller et Mitterpacher, 1783), *Pentaphyllus testaceus*, *Pseudocistela ceramboides* (Linnaeus, 1761) (сем. Tenebrionidae); *Prostomis mandibularis* (сем. Prostomidae); *Anogcodes ustulatus* Scopoli, 1763 (сем. Oedemeridae); *Anaspis rufilabris* (Gyllenhal, 1827) (сем. Scaptiidae); *Stictoleptura maculicornis* (De Geer, 1775), *Stenurella melanura* (Linnaeus, 1758), *Strangalia attenuata* (Linnaeus, 1758) (сем. Cerambycidae); *Tropideres albirostris* (сем. Anthribidae); *Dryophthorus corticalis* (Paykull, 1792), *Rhyncolus ater* (Linnaeus, 1758) (сем. Curculionidae) и др.

Разнообразием экологических условий характеризуется также энтомокомплекс пирохроидной стадии разрушения коры, демонстрирующий высокую степень видового богатства — 49 видов (см. таблицу 1). Среди них: *Rhysodes sulcatus* (Fabricius, 1787) (сем. Rhysodidae); *Tachyta nana* (Gyllenhal, 1810) (сем. Carabidae); *Paromalus flavicornis* (Herbst, 1792), *Platylomalus complanatus* (Panzer, 1797) (сем. Histeridae); *Placusa atrata* (Mannerheim, 1831), *Scaphidium quadrimaculatum* Olivier, 1807 (сем. Staphylinidae); *Eucinetus haemorrhoidalis* (сем. Eucinetidae); *Diacanthous undulates* (De Geer, 1774), *Denticollis linearis* (Linnaeus, 1758) (сем. Elateridae); *Anthrenus scrophulariae* (Linnaeus, 1758) (сем. Dermestidae); *Grynocharis oblonga* (Linnaeus, 1758) (сем. Trogossitidae); *Uleiota planatus* (Linnaeus, 1761), *Dendrophagus crenatus* (Paykull, 1799) (сем. Silvanidae); *Pediacus dermestoides*, *Cucujus haemotodes* Erichson, 1845, *C. cinnaberinus* (Scopoli, 1763) (сем. Cucujidae); *Cryptophagus acutangulus* Gyllenhal, 1827 (сем. Cryptophagidae); *Diplocoelus fagi* (сем. Biphyllidae); *Cerylon deplanatum* Gyllenhal, 1827, *Philothermus evanescens* (сем. Cerylonidae); *Typhaea stercorea* (Linnaeus, 1758) (сем. Mycetophagidae); *Synchitia humeralis* (Fabricius, 1792) (сем. Zopheridae); *Boros schneideri* (Panzer, 1796) (сем. Boridae); *Pyrochroa coccinea* (Linnaeus, 1761) (сем. Pyrochroidae); *Salpingus planirostris* (Fabricius, 1787), *Vincenzellus ruficollis* (сем. Salpingidae); *Phytobaenus amabilis* (сем. Aderidae) и др.

Также значительное число видов (46) связано в своем развитии с древесиной, находящейся на церамбицидной стадии разрушения (см. таблицу 1). На данном этапе биологической деструкции отмечены следующие ксилофильные жесткокрылые: *Otho sphondylioides* (сем. Eucnemidae); *Melanotus villosus* (Geoffroy in Fourcroy, 1785) (сем. Elateridae); *Xestobium rufovillosum* (Degeer, 1774), *Anobium punctatum* (Degeer, 1774) (сем. Ptinidae); *Tillus elongates* (Linnaeus, 1758) (сем. Cleridae); *Malachius bipustulatus* (Linnaeus, 1758) (сем. Malachiidae);

Melandrya dubia (сем. Melandryidae); *Colyidium elongatum* (Fabricius, 1787) (сем. Zopheridae); *Prionus coriarius* (Linnaeus, 1758), *Pachytodes cerambyciformis* (Schrank, 1781), *Anoplodera sexguttata*, *Callidium aeneum*, *Plagionotus detritus*, *Saperda scalaris* (Linnaeus, 1758) (сем. Cerambycidae) и др.

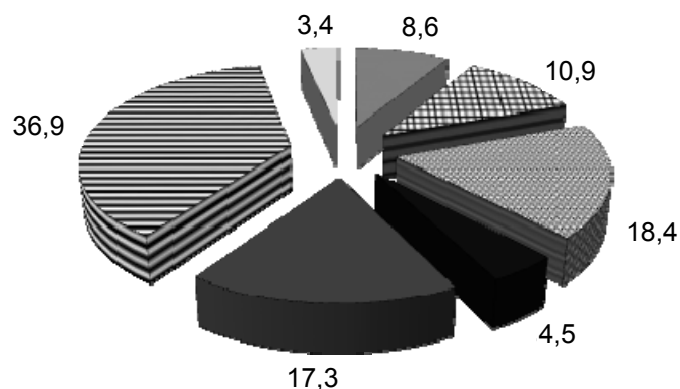
Сообщества ксилофильных жесткокрылых церамбицидной и сколитидной стадий разрушения коры характеризуются значительно меньшим числом представителей и насчитывают 29 и 23 вида соответственно (см. таблицу 1). К комплексу жесткокрылых церамбицидной стадии деструкции коры относятся: *Philorhizus quadrisignatus* Dejean, 1825 (сем. Carabidae); *Calambus bipustulatus* (сем. Elateridae); *Gastrallus laevigatus* (Olivier, 1790) (сем. Ptinidae); *Tenebroides mauritanicus* (Linnaeus, 1758) (сем. Trogossitidae); *Cryptolestes duplicatus* (сем. Laemophloeidae); *Rhizophagus bipustulatus* (Fabricius, 1792), *R. dispar* (Paykull, 1800) (сем. Monotomidae); *Silvanus unidentatus* (Olivier, 1790) (сем. Silvanidae); *Bothrideres contractus* (Fabricius, 1792) (сем. Bothrideridae); *Bitoma crenata* (Fabricius, 1775) (сем. Zopheridae); *Corticeus bicolor* (Olivier, 1790) (сем. Tenebrionidae); *Rhagium sycophanta*, *Stenocorus meridianus* (Linnaeus, 1758), *Phymatodes testaceus* (Linnaeus, 1758) (сем. Cerambycidae).

Типичными представителями сколитидной стадии являются: *Plegaderus vulneratus* (Panzer, 1797), *Paromalus parallelepipedus* (Herbst, 1792), *Platysoma angustatum* Hoffmann, 1803 (сем. Histeridae); *Phloeostiba lapponica* (Zetterstedt, 1838), *Xylostiba monilicornis* (Gyllenhal, 1810) (сем. Staphylinidae); *Chrysobothris affinis*, *Agrilus biguttatus* (сем. Buprestidae); *Nemozoma elongatum* (Linnaeus, 1761) (сем. Trogossitidae); *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758) (сем. Cleridae); *Epuraea pygmaea* (Gyllenhal, 1808), *Glischrochilus quadripunctatus* (Linnaeus, 1758) (сем. Nitidulidae); *Rhizophagus nitidulus* (Fabricius, 1798) (сем. Monotomidae); *Scolytus intricatus*, *Dryocoetes villosus* (сем. Curculionidae) и др.

Комплекс лимексилонидной стадии разрушения древесины, включающий лишь 12 представителей: *Isorhipis marmottani* (Bonvouloir, 1871), *Melasis buprestoides* (сем. Eucnemidae); *Elateroides dermestoides*, *Lymexylon navale* (сем. Lymexylidae); *Trypodendron domesticum*, *Xyleborus monographus* (Fabricius, 1792), *Xyleborinus saxesenii* (Ratzeburg, 1837) (сем. Curculionidae) и др. Бедность данного энтомокомплекса объясняется тем, что его основу составляют жесткокрылые из группы амброзийных ксиломицетофагов, более характерных для тропических регионов [13].

Наименьшее число видов (9) отмечено на лумбрицидной стадии разрушения древесины — заключительном этапе ее биологической деструкции. Характерными особенностями данного периода являются: снижение трофической ценности древесины, сужение спектра пищевых ресурсов и, как следствие, уменьшение разнообразия таксономических групп. Энтомокомплекс лумбрицидной стадии сформирован исключительно из представителей семейства Elateridae: *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), *Prosternon tessellatum* (Linnaeus, 1758), *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758) и др.

Процентное соотношение видов ксилофильных жесткокрылых, относящихся к различным сукцессионным комплексам Беловежской пуши, представлено на рисунке 1. По числу видов лидирует группа жесткокрылых, связанных с луканидной стадией разрушения древесины. Жуки комплекса пирохроидной стадии разрушения коры составляют 18,4 % от общего числа зарегистрированных видов. Практически в той же степени представлен комплекс церамбицидной стадии разрушения древесины. Доля ксилофильных жесткокрылых, отмеченных на церамбицидной и сколитидной стадиях разрушения коры, не превышает 10,9 и 8,6 % соответственно. Значительно меньшим числом видов представлены сукцессионные комплексы лимексилонидной и лумбрицидной стадий разрушения коры (см. рисунок 1).



- — сколитидная стадия разрушения коры;
- ▣ — пирохроидная стадия разрушения коры;
- — церамбицидная стадия разрушения коры;
- — лимесилонидная стадия разрушения древесины;
- — церамбицидная стадия разрушения древесины;
- — лумбрицидная стадия разрушения древесины;
- ▣ — церамбицидная стадия разрушения коры;
- — лимесилонидная стадия разрушения древесины;
- ▣ — луканидная стадия разрушения древесины;

Рисунок 1. — Соотношение числа видов ксилофильных жесткокрылых Национального парка «Беловежская пуца», приуроченных к различным стадиям деструкции коры и древесины дуба (%)

Figure 1. — Ratio of the number of species of xylophilous beetles Belovezhskaya Pushcha National Park timed to different stages of destruction of bark and oak wood (%)

Важно отметить, что разнообразие таксономических групп ксилофильных жесткокрылых увеличивается с каждой последующей стадией деструкции коры и древесины, что связано с расширением спектра трофических ресурсов (рисунок 2). В процессе разложения коры наблюдается увеличение числа видов и семейств жесткокрылых, достигая максимума на пирохроидной стадии (49 видов из 19 семейств). Естественный распад древесины сопровождается ростом таксономического разнообразия на начальных этапах разложения до достижения наибольшего значения на луканидной стадии (98 видов из 24 семейств) и последующим резким снижением на лумбрицидной (9 видов из семейства Elateridae). Это объясняется значительной степенью разложения древесины на данном этапе и ее полной деструктуризацией.

В ходе изучения пищевой специализации ксилофильные жесткокрылые Национального парка «Беловежская пуца» были отнесены к 10 трофическим группам (таблица 2).

Анализ трофического преферендума ксилофильных жесткокрылых Национального парка «Беловежская пуца» показал, что наибольшим разнообразием отличается группа сапроксиломицетофагов, сапроксиломицетофагов и факультативных хищников, ксиломицетофагов, объединяющая 69 видов из 20 семейств (см. таблицу 2), что составляет 25,9 % от общего числа видов, облигатно населяющих древесину и подкоровое пространство дуба. Данный комплекс включает виды, питающиеся древесиной и (или) корой, подвергшейся грибному разложению, иногда представители группы могут потреблять другую пищу, например животную. Сапроксиломицетофаги питаются смесью разложившейся коры и (или) древесины и обычно пронизывающего её мицелия грибов. В эту группу входят представители семейств Rhyssodidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Throscidae, Elateridae, Lycidae, Mordellidae, Scaptiidae, Tenebrionidae, некоторые Cerambycidae и Curculionidae.

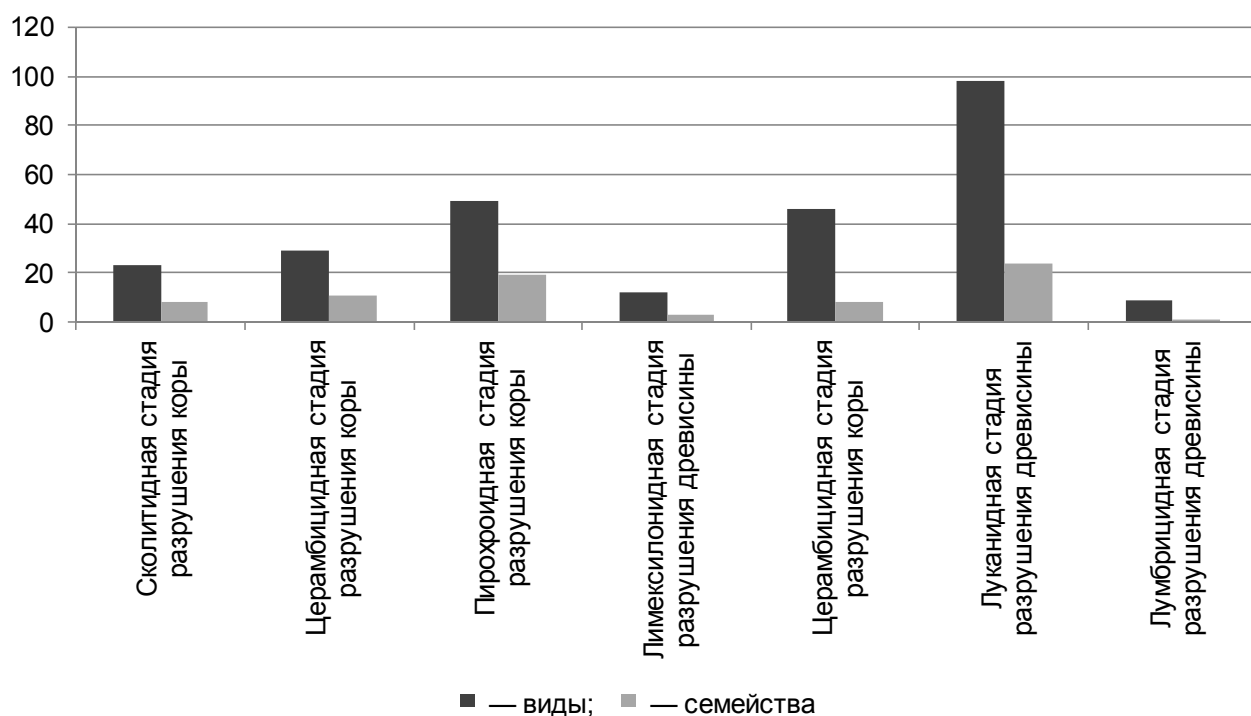


Рисунок 2. — Динамика таксономического разнообразия ксилофильных жесткокрылых на разных стадиях разрушения коры и древесины дуба (%)

Figure 2. — Changes in the taxonomic diversity of xylophilous beetles at different stages of destruction of bark and oak wood (%)

Т а б л и ц а 2. — Трофическая структура комплекса ксилофильных жесткокрылых консорции дуба Национального парка «Беловежская пушча»

T a b l e 2. — Xylophilous beetles trophic structure of oak consortium of Belovezhskaya Pushcha National Park

Семейство	Число видов									
	Настоящие ксилофаги и флеофаги	Сапроксиломицетофаги, сапроксиломицетофаги и факультативные хищники, ксиломицетофаги	Мицетофаги, мицетофаги и факультативные хищники	Детритофаги, или настоящие сапрофаги	Детритофаги и факультативные фитофаги с элементами сапроксилофагии	Некрофаги	Хищники	Хищники и факультативные мицетофаги	Пантофаги	Паразиты
Rhysodidae		1								
Carabidae							9			
Histeridae			2				8	3		
Scydmaenidae			1							

Продолжение таблицы 2

Семейство	Число видов									
	Настоящие ксилофаги и флеофаги	Сапроксиломицетофаги, сапроксиломицетофаги и факультативные хищники, ксиломицетофаги	Мицетофаги, мицетофаги и факультативные хищники	Детритофаги, или настоящие сапрофаги	Детритофаги и факультативные фитофаги с элементами сапроксилофагии	Некрофаги	Хищники	Хищники и факультативные мицетофаги	Пангофаги	Паразиты
Silphidae							1			
Staphylinidae			2				14			
Lucanidae		3								
Scarabaeidae		9								
Eucinetidae			1							
Buprestidae	4									
Eucnemidae	4	3								
Throscidae		1								
Elateridae		2	1	2	1		6	12	2	
Lycidae		4								
Dermestidae						7				
Ptinidae	8		5							
Lymexylidae		3								
Trogossitidae							3			
Cleridae							3			
Malachidae							3			
Dasytidae							3			
Nitidulidae			2							
Monotomidae			5							
Silvanidae			4							
Cucujidae		2	2							
Laemophloeidae		1								
Cryptophagidae			3							
Biphyllidae			1							
Bothrideridae										1
Cerylonidae			6							
Mycetophagidae			1							
Melandryidae	2	3								
Mordellidae		5								
Zopheridae	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Tenebrionidae		1	1					2		
Prostomidae		3	10					1		
Oedemeridae		1								

Окончание таблицы 2

Семейство	Число видов									
	Настоящие ксилофаги и флеофаги	Сапроксиломицетофаги, сапроксиломицетофаги и факультативные хищники, ксиломицетофаги	Мицетофаги, мицетофаги и факультативные хищники	Детритофаги, или настоящие сапрофаги	Детритофаги и факультативные фитофаги с элементами сапроксилофагии	Некрофаги	Хищники	Хищники и факультативные мицетофаги	Пантофаги	Паразиты
Boridae		2								
Pyrochroidae			1							
Salpingidae			2							
Aderidae			4							
Scraptiidae			1							
Cerambycidae		6								
Anthribidae	40	7								
Curculionidae		3								
Всего видов	3	9								
Всего семейств	61	69	55	2	1	7	50	18	2	1

Сапроксиломицетофаги и факультативные хищники отличаются от сапроксиломицетофагов тем, что в рационе ее представителей, наряду с подгнившей древесиной и (или) корой, в значительной мере представлена также и животная пища. Подобная трофическая специализация характерна для жесткокрылых из семейства Cuscijidae. Комплекс ксиломицетофагов объединяет виды, потребляющие в равной степени кору и (или) древесину, находящиеся на разных стадиях биологической деструкции, а также грибы либо миксомицеты. Кроме того, данная группа включает виды, личинки которых развиваются за счет амброзийных грибов, споры которых специально заносятся в ходы, проложенные в толще древесины. Типичными ксиломицетофагами являются представители семейств Lymexylidae, Laemophloeidae, Melandryidae, Curculionidae (рода *Trypodendron*, *Xyleborus*, *Anisandrus*, *Xyleborinus*, *Platypus*) [4; 13].

Также значительное число жесткокрылых представлено в трофической группе настоящих ксилофагов и флеофагов (61 вид, относящийся к 6 семействам) (см. таблицу 2), на долю которых приходится 22,9 %. Жуки, входящие в данный комплекс, питаются живой или находящейся на начальных этапах разрушения твердой (мертвой) древесиной. Наиболее характерными его представителями являются жесткокрылые из семейств Buprestidae, Ptinidae, Cerambycidae и Curculionidae.

Несколько уступают двум предыдущим группам по числу представителей комплексы мицетофагов, мицетофагов и факультативных хищников (55 видов, относящийся к 20 семействам), а также собственно хищников (50 видов из 9 семейств) (см. таблицу 2). Мицетофаги питаются спорами, мицелием и плодовыми телами грибов и (или) миксомицетами, в том числе находящимися на разных стадиях биологического разложения. К ним относятся жесткокрылые из семейств Staphylinidae, Ptinidae, Nitidulidae, Cryptophagidae, Cerylonidae, Melandryidae, Tenebrionidae и др. Что касается мицетофагов и факультативных

хищников, то помимо грибов и миксомицетов значительную роль в их питании играет и животная пища. К данной группе относятся представители семейств Histeridae, Nitidulidae, Monotomidae, Silvanidae, Cucujidae, Pyrochroidae, Salpingidae. Группа жесткокрылых объединяет представителей семейств Carabidae, Histeridae, Staphylinidae, Elateridae, Trogossitidae, Cleridae, Malachidae, Dasytidae (см. таблицу 2).

Основу рациона видов, входящих в комплекс хищников и факультативных мицетофагов, составляет животная пища, однако в качестве дополнительного питания они могут потреблять грибы, находящиеся на разных стадиях биологической деструкции. Такая трофическая специализация характерна для 18 видов жесткокрылых из семейств Histeridae, Elateridae, Zopheridae, Tenebrionidae (см. таблицу 2).

Детритофаги, или настоящие сапрофаги, являются потребителями разлагающихся органических остатков растительного происхождения (но не коры или древесины). Подобный тип питания характерен для видов, заселяющих дупла и различные микрополости деревьев, в которых скапливается растительный детрит. Сапрофагия отмечена у 2 видов жесткокрылых из семейства Elateridae (см. таблицу 2).

Также немногочисленны представители группы пантофагов, характеризующиеся широким трофическим спектром. В их рационе в равной степени присутствует растительная и животная пища, в том числе и органические остатки, находящиеся на разных стадиях биологического разложения. Такая трофическая специализация характерна для отдельных 2 представителей семейства Elateridae (см. таблицу 2).

Наименьшим числом видов отличаются комплексы детритофагов и факультативных фитофагов с элементами сапроксилофагии и паразитов, каждый из которых представлен всего 1 видом, — *Ectinus aterrimus* и *Bothrioderes contractus* соответственно (см. таблицу 2).

Заключение. На территории белорусской части Беловежской пуши с дубом черешчатым экологически связаны 433 вида ксилофильных жесткокрылых, относящихся к 52 семействам. При этом комплекс жуков, облигатно развивающихся под корой и в древесине данной породы, включает 266 представителей из 45 семейств.

Среди всех лесообразующих пород дуб отличается наибольшим числом видов (22), развитие которых протекает под корой и в древесине исключительно этого дерева.

Список ксилофильных жесткокрылых консорции дуба, охраняемых в странах Европы, представлен на территории национального парка 60 видами, принадлежащими к 16 семействам.

В результате исследований установлено, что в ходе биологической деструкции дубового ствола происходит последовательная смена трех стадий разложения коры, а также четырех этапов деструкции древесины. Доминирующей по числу видов (98) является группа жесткокрылых, связанных с луканидной стадией разрушения древесины. Наименьшее число видов (9) отмечено на лумбрицидной стадии ее деструкции.

Ксилофильные жесткокрылые консорции дуба были отнесены к 10 трофическим группам. Выявлено, что наибольшим разнообразием отличается группа сапроксиломицетофагов, сапроксиломицетофагов и факультативных хищников, ксиломицетофагов, объединяющая 69 видов из 20 семейств. Наименьшее число представителей характерно для комплексов детритофагов и факультативных фитофагов с элементами сапроксилофагии и паразитов, каждый из которых представлен всего 1 видом.

Работа была выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект Б20В-004).

Список цитируемых источников

1. План управления Национальным парком «Беловежская пушча». — Минск, 2008. — 184 с.
2. Лукашяня, М. А. Жесткокрылые — обитатели плодовых тел ксилотрофных грибов (Insecta: Coleoptera) Национального парка «Беловежская пушча» / М. А. Лукашяня // Вестн. БарГУ. Сер. «Биологические науки (общая биология). Сельскохозяйственные науки (агронимия)». — 2019. — Вып. 7. — С. 59—65.
3. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатогусые Приокско-террасного биосферного заповедника / Н. Б. Никитский [и др.]. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1996. — С. 199.
4. Цинкевич, В. А. Ксилофильные жесткокрылые Национального парка «Беловежская пушча» / В. А. Цинкевич, М. А. Лукашяня. — Минск : РИФТУР ПРИНТ, 2017. — 240 с.
5. Лукашяня, М. А. Итоги изучения ксилофильных жесткокрылых Национального парка «Беловежская пушча» / М. А. Лукашяня // Зоологические чтения — 2017 : сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф., Гродно, 15—17 марта 2017 г. / редкол.: О. В. Янчуревич (отв. ред.) [и др.]. — Гродно : ГрГУ, 2017. — С. 125—127.
6. Гурьева, Е. Л. Фауна СССР / Е. Л. Гурьева. — М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1979. — Т. XII : Жесткокрылые. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Триба Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachilini. — Вып. 4. — 453 с.
7. Данилевский, М. Л. Жуки-дровосеки Кавказа (Coleoptera, Cerambycidae). Определитель / М. Л. Данилевский, А. И. Мирошников. — Краснодар, 1985. — 419 с.
8. Никитский, Н. Б. Жуки-ксилофаги — вредители древесных растений России / Н. Б. Никитский, С. С. Ижевский. — М. : Лес. пром-сть, 2005. — 120 с.
9. Katalog fauny Polski / rada redakc.: M. Mroczkowski (red. nac.) [i dr.]. — Warszawa : Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1978. — Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera, T. 5 : Histeroidea i Staphylinoidae procz Staphylinidae. — 356 s.
10. Katalog fauny Polski / rada redakc.: M. Mroczkowski (red. nac.) [i dr.]. — Warszawa : Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1985. — Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera, T. 10 : Buprestoidea, Elateroidea, Cantharoidea. — 400 s.
11. Katalog fauny Polski / rada redakc.: M. Mroczkowski (red. nac.) [i dr.]. — Warszawa : Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1986. — Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera, T. 12 : Cucujoidea, cz. 1. — 266 s.
12. Katalog fauny Polski / rada redakc.: M. Mroczkowski (red. nac.) [i dr.]. — Warszawa : Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1986. — Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera, T. 13 : Cucujoidea, cz. 2. — 278 s.
13. Мамаев, Б. М. Определитель личинок хищных насекомых — энтомофагов стволовых вредителей / Б. М. Мамаев, Н. П. Кривошеина, В. А. Потоцкая. — М. : Наука, 1977. — 392 с.
14. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. — М. : Наука, 1982. — 284 с.
15. Лукашяня, М. А. Охраняемые виды ксилофильных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Национального парка «Беловежская пушча» / М. А. Лукашяня // Весн. Брэсц. ун-та. Сер. 5 : Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. — 2017. — № 1. — С. 43—54.
16. Володченко, А. Н. Формирование сукцессионных комплексов ксилобионтных жесткокрылых в лесных насаждениях Среднего Прихоперья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. / А. Н. Володченко ; Воронеж. гос. ун-т. — Воронеж, 2009. — 24 с.
17. Drugie zycie drzewa / J. M. Gutowski, A. Bobiec, P. Pawlaczyk, K. Zub. — Warszawa—Hajnowka : WWF Polska, 2004. — 245 s.
18. Zooindication-based monitoring of anthropogenic transformations in Białowieża primeval forest / Department of forest protection and ecology, Warsaw Agricultural University, edited by A. Szujecki. — Warsaw : Warsaw Agricultural University Press, 2006. — 451 p.

References

1. Plan upravlyeniya nacionalnym parkom "Belovezhskaya pushcha" [Management plan of the national park «Bielovezhskaya pushcha»]. Minsk, 2008, 184 p.
2. Lukashenia M. A. Zhestkokrylyye-obitatelyi plodovyh tyel ksilotrofnnyh gribov (Insecta: Coleoptera) nacyonalnogo parka "Belovezhskaya pushcha" [Xylotrophic fungi fruiting bodies-inhabiting beetles (Insecta: Coleoptera) of Belovezhskaya Pushcha national park]. Vestn. BarGU. Ser. Biologicheskije nauki. Sel'skokhozyaystvennyje nauki [BarSU Herald. Series of Biological Sciences (General Biology). Agricultural Sciences (Agronomy)], 2019, iss. 7, pp. 59—65.
3. Nikitski N. B., Osipov I. N., Chemeris M. V., Syemyenov V. B., Gusakov A. A. Zhestkokrylyye-ksilobionty, micetobionty i plastinchatousyye Prioksko-terrasnogo biosphyernogo zapovyednika [Xylobiontes, mycetobiontes and Scarabaeidae beetles of Prioksko-terrasny biosphere reserve]. Moscow, Moskovskii univversityet, 1996, p. 199.
4. Tsinkevich V. A., Lukashenia M. A. Ksilophilnyye zhestkokrylyye nacyonalnogo parka "Belovezhskaya pushcha" [Xylophilous beetles of the national park "Bielovezhskaya pushcha"]. Minsk, RIFTUR PRINT, 2017, 240 p.

5. Lukashenia M. A. *Itogi izucheniya ksilophilnyh zhestkokrylyh natsionalnogo parka "Belovezhskaya pushcha"* [Study results of xylophilous beetles complex of the national park "Bielovezhskaya pushcha"]. *Zoologicheskie chteniya — 2017. Collection of articles of the International Scientific and Practical Conference (Grodno, March 15—17, 2019)*. Grono, GrSU, 2017, pp. 125—127.

6. Gur'yeva E. L. *Fauna SSSR. T. XII. Вып. 4. Zhestkokrylyye. Zhuki-schelkuny (Elateridae). Podsiemyeystvo Elaterinae. Triba Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachilini* [Fauna of USSR. Vol. XII, iss. 4. Elateridae family. Subfamily Elaterinae. Triba Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachilini]. Moscow, Leningrad, Akademiya nauk SSSR, 1979, 453 p.

7. Danilyevski M. L., Miroshnikov A. I. *Zhuki-drovosyeki Kavkaza (Coleoptera, Cerambycidae). Opryedyelityel* [Cerambycidae beetles of Caucasus]. Krasnodar, 1985, 419 p.

8. Nikitski N. B., Izhevski S. S. *Zhuki-ksilofagi — vryedyeli dryevyenykh rasteniy Rossii* [Xylophages beetles — woody plants pests]. Moscow, Lyesnaya promyshlennost, 2005, 120 p.

9. Katalog fauny Polski / rada redak.: M. Mroczkowski (red. nacz.) [i dr.]. Warszawa, Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1978. Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera. T. 5 Histeroidea i Staphylinoidae procz Staphylinidae, 356 s.

10. Katalog fauny Polski / rada redak.: M. Mroczkowski (red. nacz.) [i dr.]. Warszawa, Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1985. Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera. T. 10 Buprestoidea, Elateroidea, Cantharoidea, 400 s.

11. Katalog fauny Polski / rada redak.: M. Mroczkowski (red. nacz.) [i dr.]. Warszawa, Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1986. Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera. T. 12 Cucujoidea, cz. 1, 266 s.

12. Katalog fauny Polski / rada redak.: M. Mroczkowski (red. nacz.) [i dr.]. Warszawa, Panstwowe wydawnictwo naukowe. 1986. Czesc XXIII : Chrzaszczce Coleoptera. T. 13 Cucujoidea, cz. 2, 278 s.

13. Mamayev B. M., Krivosheina N. P., Pototskaya V. A. *Opryedyelityel lichinok hischnykh nasyekomyh-entomofagov stvolovykh vryedyelityey* [Identifier of predator insects larvae — wood pests entomophages]. Moscow, Nauka, 1977, 392 p.

14. Megarran E. *Ekologicheskoye raznoobraziye i yego izmyereniye* [Ecological diversity and its measurement]. Moscow, Mir, 1992, 181 p.

15. Lukashenia M. A. *Ohranyayemye vidy ksilophilnyh zhestkokrylyh (Insecta: Coleoptera) natsionalnogo parka "Belovezhskaya pushcha"* [Protected species of xylophilous beetles of the national park "Bielovezhskaya pushcha"]. *Vestn. BarGU. Seriya 5. Himiya. Biologiya. Sel'skokhozyaystvennyye nauki* [BrSU Herald. Series 5. Chemistry. Biology. Agricultural sciences], 2017, iss. 1, pp. 43—54.

16. Volodchenko A. N. *Formirovaniye sukcesionnykh kompleksov ksilobiontnykh zhestkokrylykh v lyesnykh nasa-zhdyenyakh Sryednyego Prihopyer'ya* [Formation of xylobiontical beetles succession complexes in the Middle Hoper forest stands]. Voronezh, 2009, 24 p.

17. Gutowski J. M., Bobiec A., Pawlaczyk P., Zub K. *Drugie zycie drzewa*. Warszawa—Hajnowka, WWF Polska, 2004, 245 s.

18. Zooindication-based monitoring of anthropogenic transformations in Białowieża primeval forest. Department of forest protection and ecology, Warsaw Agricultural University. Ed. A. Szujewski. Warsaw, Warsaw Agricultural University Press, 2006, 451 p.

The paper contains study results of the fauna and ecology of oak xylophilous beetles consortium of Belovezhskaya Pushcha National Park.

In the territory of Belovezhskaya Pushcha National Park 266 species of beetles which belong to 45 families inhabit wood and underbark space of oaks obligatory. One hundred and sixty-seven species of beetles are connected with such tree species.

Cerambycidae family, including 45 members, dominates in the number of species. Elateridae beetles are represented less diverse — 26 species. Staphylinidae, Histeridae, Tenebrionidae, Ptinidae and Curculionidae families are significantly poorer and include 16, 13, 13, 13 and 12 members, accordingly. In the territory of Belovezhskaya Pushcha National Park 22 species of beetles were identified as developing only under the bark and in the wood of oaks.

The list of oak xylophilous beetles consortium of the National Park protected in European countries includes 60 species belonging to 16 families.

The main bark and wood destruction stages were singled out. The beetles complex concerned with the lucanidae stage of wood destruction is represented by the maximum number of species (98). The minimum number of xylophilous beetles species (9) was observed for the lumbricidae stage.

Xylophilous beetles of oak consortium are classified into 10 trophic groups. The group of saproxylomycetophages, saproxylomycetophages and facultative predators, xylomycetophages is characterized by the greatest species diversity and contains 69 species which belong to 20 families. The minimum number of xylophilous beetles species (1) was observed for the group of detritophages, facultative phytophages and for parasites.

Поступила в редакцию 28.05.2020